

УДК 576.895.122 : 594.32

© 1995

СОВМЕСТНОЕ ПАРАЗИТИРОВАНИЕ НЕСКОЛЬКИХ ВИДОВ ТРЕМАТОД  
В БЕЛОМОРСКИХ МОЛЛЮСКАХ  
*LITTORINA SAXATILIS* И *L. OBTUSATA*

А. И. Гранович, С. О. Сергиевский, И. М. Соколова

В течение 11 лет ежегодно исследовали встречаемость совместных заражений несколькими видами трематод одной особи хозяина в популяциях двух видов моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata*. Показано, что для большинства видов трематод частота сочетаний не отличается от случайной, задаваемой величиной экстенсивности инвазии. Встречаемость близких видов микрофаллид *Microphallus piriformes* и *M. rugtiaeus* в отдельные годы оказывается ниже расчетной. Эта же особенность отмечена для сочетаний *Himasthla* sp. с ранними стадиями развития партенит микрофаллид группы „*rugtiaeus*”. Исследованы случаи совместного паразитирования трех видов трематод. Их частота значительно превышает случайную. Отмеченные особенности в распределении трематод характерны для популяций обоих видов моллюсков.

Многие виды брюхоногих моллюсков могут выступать первыми промежуточными хозяевами сразу для нескольких видов трематод. Это создает предпосылки для одновременного паразитирования партеногенетических поколений разных видов трематод в одной особи хозяина. Пространственно ограниченный характер местообитания (организм хозяина) и пролиферативная активность паразитов на стадиях партенит позволяют предположить возможность существенных межвидовых взаимодействий при встрече разных паразитов. Действительно, разнообразные лабораторные эксперименты, выполненные как на морских (Rohde, 1981; Appleton, 1983; Sousa, 1993), так и на пресноводных моллюсках (Lim, Heupeman, 1972; Haizinga, 1973; Lie, 1973; Lie, Heupeman, 1977; Атаев, Добровольский, 1992) и различных видах трематод, во многих случаях показали наличие таких взаимодействий. Для некоторых видов паразитов отмечены антагонистические взаимодействия вплоть до полной невозможности совместного существования (Lie, 1967; Lim, Heupeman, 1972; Lie, 1973). Более редки примеры „положительной” связи, при которой наблюдается приуроченность видов паразитов в заражениях друг к другу (Walker, 1979; Appleton, 1983). Механизмы межвидовых взаимодействий паразитов могут быть различными: от прямого поедания особями одного вида особей другого (хищничество) и конкуренции до сложных „дистантных” взаимодействий, включающих, по-видимому, и опосредованные, вызванные паразитами реакции моллюска-хозяина (Bayne, Yoshino, 1989).

В природных биоценозах связь популяции моллюска-хозяина с популяциями нескольких видов трематод — обычное явление. При высоких значениях экстенсивности инвазии фактор межвидовых взаимодействий в совместных заражениях может быть одним из ключевых при определении структуры и динамики популяции паразита. Свидетельство тому — данные полевых экспериментов, показавших более чем 60 %-ное снижение зараженности шистозоматидами популяции моллюсков *Indoplanorbis exustus* за счет распространения некоторых видов эхиностоматид

(Lie, 1973). Весьма важной, таким образом, представляется оценка встречаемости совместных заражений в системах паразит-хозяин в естественных сообществах. Расчет ожидаемой частоты совместных заражений и сопоставление его с реально наблюдаемой дают возможность судить о характере вероятных взаимодействий особей трематод разных видов и силе этого взаимодействия (Vaes, 1979; Lauckner, 1980; Sousa, 1992, 1993, и др.). С другой стороны, эти данные могут дать направление детального изучения конкретных способов взаимного влияния трематод разных видов внутри особи хозяина.

Многолетние популяционно-паразитологические исследования поселений литоральных моллюсков *Littorina saxatilis* и *L. obtusata* на западной косе южной губы о. Рязжова позволяет оценить встречаемость совместных заражений несколькими видами трематод и проследить динамичность этого показателя. Особенность проведенного исследования — длительный характер анализа популяций моллюсков и единовременная оценка соответствующих параметров у совместно обитающих популяций двух близких видов хозяев, имеющих сходную трематодофауну.

#### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Сборы моллюсков проводили в 1983–1994 гг. на западной косе южной губы о. Рязжова (Северный архипелаг, Кандалакшский залив Белого моря). Отбор проб выполняли на участке каменистой литорали шириной 30 м. В нижней части участка (нижняя зона литорали) во время отлива грунт практически сплошь покрыт макрофитами (в основном это *Fucus vesiculosus* и *Ascophyllum nodosum*). В верхней части (средняя и верхняя зоны литорали) встречаются лишь отдельные пятна фукоидов, максимальна же площадь открытого грунта. Микрокартирование участка позволило разработать систему стандартных сборов с воспроизводящимся год от года пространственным расположением проб.

На участке сбора ежегодно (кроме 1990 г.) в августе во время отлива брали пробы с площади 1/40 м<sup>2</sup>, расположенные через равные расстояния от нуля глубин до верхней части литорали как на фукоидах, так и на открытом грунте. Такая система сборов позволила получать выборки из популяции *L. obtusata*, локализуемой на макрофитах, и из популяции *L. saxatilis*, занимающей как макрофиты, так и участки открытого грунта.

При лабораторной разборке всех моллюсков *L. obtusata* и *L. saxatilis* количественно выбирали из проб. Литторин обоих видов вскрывали (за исключением годовалых моллюсков) под бинокулярным микроскопом МБИ-2, МБИ-9. При вскрытии для каждого моллюска определяли наличие зараженности трематодами, вид паразита и (для микрофаллид группы „*rugmaeus*”) степень его зрелости. В последнем случае наличие сформированных подвижных метацеркарий в спороцистах обозначали как „зрелое” заражение (точнее инвазионные стадии); все предшествующие стадии развития партенит и спороцисты, содержащие не полностью сформированные метацеркарии, обозначали как „незрелые”. Для определения партенит и личинок трематод использовали работы Подлипаева (1979) и Галактионова (1983, 1984).

Всего вскрыто 9539 особей *L. saxatilis* и 6893 — *L. obtusata*. Предварительным анализом установлено отсутствие значимых различий в зараженности моллюсков *L. saxatilis* с открытого грунта и макрофитов. Такая особенность позволила объединить данные, полученные для этого вида с двух типов субстратов. В результате для каждого года исследований по каждому виду литторин были получены значения экстенсивности инвазии популяции трематодами. На основании зараженности моллюсков каждым видом паразитов рассчитаны ожидаемые частоты

Таблица 1

Видовой состав трематод, обнаруженных в популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* западной косы Южной губы о. Рязжова

Table 1. A species list of trematodes found in *L. saxatilis* and *L. obtusata* populations from the west spit of the South Inlet of the Ryazhkov Isl.

| Вид трематод и условное сокращение                            | Семейство        | Зараженность, %     |                    |
|---------------------------------------------------------------|------------------|---------------------|--------------------|
|                                                               |                  | <i>L. saxatilis</i> | <i>L. obtusata</i> |
| <i>Microphallus piriformes</i> (PIR)                          | Microphallidae   | 20.3–51.5           | 19.9–50.3          |
| <i>M. pygmaeus</i> (PYG)                                      | ”                | 1.4–3.9             | 2.8–5.1            |
| <i>M. pseudopygmaeus</i> (PSE)                                | ”                | 0.2–2.3             | 0.5–3.6            |
| <i>M. triangulatus</i> (TRI)                                  | ”                | 0.1–0.7             | 0–0.5              |
| Незрелые стадии микрофаллид группы „ <i>pygmaeus</i> ” (MICY) | ”                | 4.2–18.7            | 2.1–15.9           |
| <i>Microphallus</i> sp. (SPE)                                 | ”                | 0–0.2               | 0–0.4              |
| <i>Podocotyle atomon</i> (POD)                                | Opecoelidae      | 0.1–1.3             | 0.2–1.4            |
| <i>Himasthla</i> sp. (HIM)                                    | Echinostomatidae | 0.7–3.9             | 0–2.4              |
| <i>Renicola</i> sp. (REN)                                     | Renicolidae      | 0–0.3               | 0–0.6              |
| <i>Notocotylus</i> sp. (NOT)                                  | Notocotylidae    | 0–0.6               | 0–0.5              |
| <i>Cryptocotyle lingua</i> (CRY)                              | Heterophyidae    | 0–0.4               | 0–0.2              |

Примечание. Здесь и в табл. 2–4: в скобках — условные обозначения видов трематод. В графе „Зараженность” дан размах изменчивости зараженности разными видами трематод в поселениях литторин за период 1983–1994 гг.

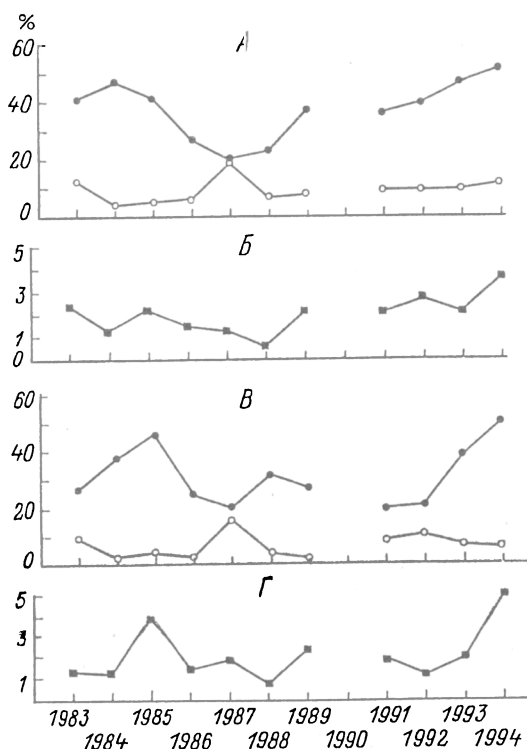
появления совместных заражений (исходя из гипотезы случайной комбинации нескольких видов трематод в одной особи хозяина). Сравнение ожидаемых и наблюдаемых частот проводили при помощи критерия  $\chi^2$  с поправкой на группировку (Урбах, 1964).

## РЕЗУЛЬТАТЫ

За весь период исследований в популяциях литторин на западной косе южной губы о. Рязжова обнаружено 10 видов трематод. Состав паразитов двух видов литторин идентичен. Сходно и соотношение экстенсивности инвазии отдельными видами трематод (табл. 1). Наиболее высока зараженность моллюсков *M. piriformes*, достигающая в отдельные годы более 50 %. Экстенсивность инвазии этим паразитом существенно меняется год от года (размах различий достигает более чем двукратной величины) (см. рисунок, а, в). Динамична также величина зараженности моллюсков незрелыми стадиями микрофаллид группы „*pygmaeus*”.

Зараженность другими видами паразитов значительно ниже (не превышает нескольких процентов) и не претерпевает значительных изменений за период исследования.

Совместные заражения двумя видами трематод наблюдаются ежегодно. Частота их невысока — от 0.5 до 4.9 % — и одинакова для обоих видов хозяев. Важно отметить, что изменение доли моллюсков, несущих двойную инвазию, в последовательные годы скоррелировано с уровнем зараженности *M. piriformes* (см. рисунок, б, г) ( $r = 0.76$ ,  $P < 0.01$  для *L. saxatilis*,  $r = 0.72$ ,  $P < 0.01$  для *L. obtusata*). Моллюски, несущие одновременно заражение тремя видами трематод, очень редки.



Экстенсивность инвазии *L. saxatilis* и *L. obtusata* на западной косе южной губы о. Рязжова в 1983–1994 гг.

По оси абсцисс — год сбора, по оси ординат — экстенсивность инвазии (%); А, Б — зараженность в популяциях *L. saxatilis*; В, Г — в популяции *L. obtusata*; темные кружочки — зараженность *M. piriformes*, светлые — зараженность незрелыми стадиями микрофаллид группы „pygmaeus”, квадраты — частота двойных заражений.

Prevalence of trematode infection in *L. saxatilis* and *L. obtusata* from the west spit of the South Inlet of the Ryazhkov Isl. in 1983–1994.

В популяции *L. saxatilis* единичные находки таких особей были сделаны лишь в 4 года из 11. Для *L. obtusata* отмечены две такие особи в 1989 г.

Видовой состав трематод, встречающихся в двойных заражениях, отражает величину экстенсивности инвазии соответствующими видами (табл. 2). Так, наиболее часто встречающийся паразит *M. piriformes* обнаружен в сочетании со всеми

Таблица 2  
Видовой состав и количество двойных заражений, обнаруженных в популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* за период исследования (1983–1994 гг.)

Table 2. Species composition and number of double trematode infections found in *L. saxatilis* and *L. obtusata* populations in 1983–1984

|                     |                  | <i>L. obtusata</i> |     |     |     |                  |     |     |     |     |     |     | N    |
|---------------------|------------------|--------------------|-----|-----|-----|------------------|-----|-----|-----|-----|-----|-----|------|
|                     |                  | PIR                | PYG | PSE | TRI | MIC <sub>Y</sub> | POD | HIM | REN | CRY | NOT | SPE |      |
| <i>L. saxatilis</i> | PIR              | **                 | 70  | 9   |     | 1                | 11  | 17  |     | 1   | 3   | 1   | 1979 |
|                     | PYG              | 60                 | **  | 1   |     | 4                |     | 3   | 1   |     |     |     | 259  |
|                     | PSE              | 11                 | 2   | **  |     | 1                | 1   | 1   |     |     |     |     | 87   |
|                     | TRI              | 4                  |     |     | **  |                  |     |     |     |     |     |     | 5    |
|                     | MIC <sub>Y</sub> | 2                  |     | 1   |     | **               | 3   |     |     |     |     |     | 491  |
|                     | POD              | 38                 | 2   | 1   |     | 5                | **  |     |     |     | 1   |     | 33   |
|                     | HIM              | 57                 | 4   | 1   |     | 5                |     | **  |     |     |     |     | 50   |
|                     | REN              | 5                  | 1   |     |     | 1                |     |     | **  |     |     |     | 15   |
|                     | CRY              | 1                  |     |     |     |                  |     |     |     | **  |     |     | 3    |
|                     | NOT              | 10                 |     |     |     |                  |     | 1   |     |     | **  |     | 5    |
|                     | SPE              | 3                  |     |     |     |                  |     |     |     |     |     | **  | 8    |
|                     | N                | 3627               | 236 | 95  | 21  | 859              | 61  | 151 | 11  | 7   | 18  | 5   | **   |

Примечание. Над диагональю (звездочки) таблицы приведены данные для *L. obtusata*, под диагональю — для *S. saxatilis*. В графе „N” указано общее количество особей хозяина, зараженных соответствующим паразитом, найденное за период исследований.

Таблица 3

Совместное паразитирование трематод трех видов в моллюсках *L. saxatilis* и *L. obtusata* в популяциях западной косы Южной губы о. Рязжкова

Table 3. Triple trematode infections in the molluscs *L. saxatilis* and *L. obtusata* in populations of the west spit of the South Inlet of the Ryazhkov Isl.

| Вид хозяина         | Трематоды   | Год  | Численность |             |
|---------------------|-------------|------|-------------|-------------|
|                     |             |      | ожидаемая   | наблюдаемая |
| <i>L. saxatilis</i> | PIR/HIM/NOT | 1984 | 0,018       | 1           |
|                     | PIR/PSE/POD | 1986 | 0,026       | 1           |
|                     | PIR/PYG/REN | 1993 | 0,009       | 1           |
|                     | PIR/PYG/HIM | 1994 | 0,393       | 3           |
| <i>L. obtusata</i>  | PIR/PYG/HIM | 1989 | 0,066       | 1           |
|                     | PIR/POD/NOT | 1989 | 0,004       | 1           |

остальными видами трематод. В популяции *L. saxatilis* найдены все возможные попарные сочетания этого вида с другими видами трематод. Для *L. obtusata* не обнаружено совместных заражений *M. piriformes*–*M. triangulatus* и *M. piriformes*–*Renicola* sp., что, видимо, связано, с одной стороны, с меньшей экстенсивностью инвазии, а с другой – с несколько меньшими объемами выборок этого моллюска. Другие представители микрофаллид группы „*pygmaeus*” *M. pygmaeus* и *M. pseudo-pygmaeus*, зараженность которыми существенно ниже для моллюсков обоих видов, обнаружены в сочетании соответственно с 4 и 3 видами паразитов в популяциях литторин (табл. 2). Трематоды, встречающиеся еще более редко, практически не отмечены в совместных заражениях, пожалуй, за исключением одной находки *Himasthla* sp. вместе с *Notocotylus* sp. в популяции *L. saxatilis* и одной находки *Podocotyle atomon* вместе с *Notocotylus* sp. в популяции *L. obtusata*.

Все случаи совместного паразитирования трех видов трематод связаны с *M. piriformes*. Два других вида паразитов могут быть различными. Немногие обнаруженные варианты тройных заражений перечислены в табл. 3. Отметим, что встречаемость тройных заражений во всех случаях на 1–2 порядка выше расчетной.

Более детальный анализ частоты совместных заражений возможен при сопоставлении ожидаемых и реальных частот. Подобный расчет возможен не для всех пар видов трематод из-за низкой экстенсивности инвазии большинством паразитов обоих видов хозяев.

### 1. Совместные заражения спороцистоидными видами трематод

Исследование встречаемости микрофаллид группы „*pygmaeus*” в совместных заражениях затрудняется возможным недоучетом двойных инвазий, обусловленном морфологической близостью видов этой группы. В этом отношении, пожалуй, лишь данные по совместной инвазии *M. piriformes* и *M. pygmaeus* можно считать безупречными, так как метацеркарии этих видов хорошо различаются даже по размерным характеристикам.

Для этой пары видов отмечено соответствие эмпирических и теоретически рассчитанных частот двойных заражений в обоих видах хозяев на протяжении большей части периода исследований. Однако данные 1983 и 1984 гг. показывают, что в популяции *L. saxatilis* эти виды паразитов в совместных заражениях

Таблица 4

Оценка методом  $\chi^2$  случайности двойных заражений, обнаруженных в популяциях *L. saxatilis* и *L. obtusata* западной косы Южной губы о. Рязжкова

Table 4. Chi-square estimations for the null hypothesis suggesting a random coincidence of trematodes in double infections found in *L. saxatilis* and *L. obtusata* populations from the west spit of the South Inlet of the Ryazhkov Isl.

| Год  | PIR/PYG      |              | А            |              | PIR/<br>POD  | Б            |              | PIR/<br>NOT  | PIR/HIM      |              | MICУ/<br>HIM |
|------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|--------------|
|      | <i>L. s.</i> | <i>L. o.</i> | <i>L. s.</i> | <i>L. o.</i> | <i>L. s.</i> | <i>L. s.</i> | <i>L. o.</i> | <i>L. s.</i> | <i>L. s.</i> | <i>L. o.</i> | <i>L. s.</i> |
| 1983 | 7.71*        | 1.65         | 0.06         | 1.31         | 0.16         | 3.90*        | 2.64         | —            | 1.18         | —            | —            |
| 1984 | 16.49*       | 6.19*        | 0.05         | —            | —            | 5.29*        | —            | —            | 0.98         | —            | —            |
| 1985 | 0.48         | 0.38         | —            | —            | —            | 0.05         | —            | 0.72         | 0.06         | —            | —            |
| 1986 | 0.23         | 0            | 182          | —            | 3            | 0.002        | —            | —            | —            | —            | —            |
| 1987 | 0.9          | 0.5          | 1.82         | —            | —            | 0.16         | —            | —            | —            | —            | —            |
| 1988 | 0.59         | 0.59         | —            | —            | —            | 0.45         | —            | —            | —            | —            | —            |
| 1989 | 1.52         | 1.15         | 0.03         | —            | —            | 0.88         | —            | —            | 1.92         | —            | —            |
| 1991 | 0.98         | 1.1          | 1.09         | —            | —            | 2.73         | —            | —            | 0.01         | —            | —            |
| 1992 | 1            | 0.33         | —            | —            | —            | 0.01         | —            | —            | 0.58         | —            | —            |
| 1993 | 0.97         | 0.15         | —            | —            | —            | 0.03         | —            | —            | 0.31         | —            | —            |
| 1994 | 0.01         | 1.03         | 1.79         | —            | —            | 2.59         | —            | —            | 0.001        | 0.001        | 3.88*        |

Примечание. А — суммарные данные по совместным заражениям любым из видов микрофаллид группы „*pygmaeus*” и любым другим спороцистоидным видом; Б — суммарные данные по совместным заражениям любым из спороцистоидных и любым из редиоидных видов. *L. s.* — *L. saxatilis*, *L. o.* — *L. obtusata*. Звездочка (\*) — случаи достоверных различий ( $P < 0.05$ ), тире — случаи, когда расчет значений  $\chi^2$  невозможен из-за низкой численности (ожидаемое значение меньше 3). Данные по заражениям *L. obtusata* парами трематод PIR/POD, PIR/NOT и MICУ/HIM в таблице не приведены, так как расчет значений  $\chi^2$  невозможен ни в один год.

встречаются реже, чем это должно быть в случайных сочетаниях при данных значениях экстенсивности инвазии ( $P < 0.05$ , табл. 4). Интересно, что в популяции другого вида хозяев, *L. obtusata*, аналогичный эффект наблюдается единственный раз и также в 1984 г. (табл. 4).

Данные двух лет (1983 и 1986) позволяют статистически оценить случайность сочетания *M. piriformes*–*Podocotyle atomon* в популяции *L. saxatilis*. Отклонение от частоты, заданной случайным сочетанием паразитов, не обнаружено.

Такой же результат получен и при исследовании сочетаний суммарно микрофаллид группы „*pygmaeus*” (включая неинвазионные стадии этих паразитов) и суммарно остальных спороцистоидных видов (*Podocotyle atomon*, *Renicola* sp., *Microphallus* sp.). Низкие численности последних не всегда дают возможность рассчитать статистические критерии, однако даже простое сопоставление теоретически рассчитанных частот для этих сочетаний с эмпирическими свидетельствует о случайной комбинации рассматриваемых комплексов видов паразитов в хозяевах.

## 2. Совместные заражения спороцистоидными и редиоидными видами

В качестве первого шага в оценке возможных взаимодействий паразитов были рассмотрены сочетания любого спороцистоидного вида с любым редиоидным (*Himasthla* sp., *Cryptocotyle lingua*, *Notocotylus* sp.). Данные свидетельствуют о том, что

в популяции *L. saxatilis* в 1983 и 1984 гг. существует некоторый статистически значимый дефицит таких сочетаний ( $P < 0.05$ , табл. 4). В то же время по результатам, полученным в остальные годы, этот эффект не выявляется. Отсутствует он и в популяции *L. obtusata*, где наблюдается случайное сочетание представителей этих двух групп видов.

Более детальное рассмотрение зараженности отдельными видами свидетельствует об отсутствии отклонений от статистически заданной частоты для пар *M. piriformes*–*Notocotylus* sp. и *M. piriformes*–*Himasthla* sp. Необходимо отметить, что статистический анализ сочетаний в этих парах возможно провести по материалу далеко не каждого года из-за низкой экстенсивности инвазии редиоидного вида. Расчет  $\chi^2$  для пары *M. piriformes*–*Cryptocotyle lingua* вовсе не удастся выполнить ни для одного года у обоих видов хозяев. Все же совпадение теоретически рассчитанных и реально наблюдаемых (пусть очень низких) частот сочетаний дает основание считать двойные заражения *M. piriformes* с каждым из редиоидных видов случайным событием. Очевидно, его частоту определяет только экстенсивность инвазии соответствующими видами трематод.

Анализ приуроченности других спороцистоидных видов к редиоидным невозможен из-за низких значений зараженности. Лишь несколько более высокая зараженность незрелыми стадиями микрофаллид группы „*pygmaeus*” позволяет рассмотреть встречаемость паразитов на этих стадиях развития совместно с *Himasthla* sp.

Предварительные данные, основанные на сопоставлении эмпирических и теоретических частот, свидетельствуют о чрезвычайной редкости совместного обнаружения этих паразитов. Так, в популяции *L. obtusata* таких сочетаний вообще не обнаружено за весь период исследования, в то время как теоретическая частота их появления хоть и невелика, но отлична от нуля. Для *L. saxatilis* данные за 8 лет из 11 также свидетельствуют об отсутствии сочетания этих трематод в одном и том же моллюске. Непараметрический критерий Уилкоксона, учитывающий величину и знак различий ожидаемой и наблюдаемой частот этого сочетания на протяжении периода исследования, свидетельствует о статистически значимом систематическом превышении теоретической частоты над эмпирической ( $P < 0.05$  для обоих видов литторин). В этом отношении важны данные 1994 г., когда экстенсивность инвазии незрелых стадий развития микрофаллид группы „*pygmaeus*” и *Himasthla* sp. позволяет оценить их совместную встречаемость в популяции *L. saxatilis* при помощи критерия  $\chi^2$ . Анализ показывает, что отсутствие сочетания этих паразитов в совместных заражениях в 1994 г. достоверно отличается от теоретически рассчитанной величины ( $P < 0.05$ ) (табл. 4).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Многолетнее исследование паразит-хозяинных систем, образованных моллюсками *L. saxatilis* и *L. obtusata* и паразитирующими в них трематодами, показывает, во-первых, высокую устойчивость комплекса видов паразитов, связанных с популяциями хозяина. Во-вторых, необходимо отметить постоянно невысокую зараженность большинством видов трематод. На этом фоне резко выделяется высокая и испытывающая значительные колебания экстенсивность инвазии *M. piriformes* в популяциях обоих видов. В целом данные по зараженности моллюсков позволяют утверждать, что мы имеем дело со сложившимися, устойчиво воспроизводящимися паразит-хозяинными системами. Для сообществ паразитов в популяции хозяина это означает достаточно стабильную во времени группировку (component community, по Holmes, Price, 1986), в которой возможны межвидовые взаимо-

действия трематод на уровне группировок внутри особи хозяина (infracommunities, по Holmes, Price, 1986).

Частота заражений моллюсков несколькими видами трематод одновременно может рассматриваться как один из показателей межвидовых взаимодействий паразитов. Заметим, что исследование этого показателя в природных популяциях сопряжено с опасностью занижения наблюдаемой частоты по сравнению с теоретически рассчитанной за счет объединения разнородных выборок (например, из разных мест или собранных в разное время и поэтому различающихся по величине экстенсивности инвазии) (Sousa, 1993). Именно поэтому мы не производили объединения материалов за разные годы, а сами сборы проводили каждый год по максимально стандартизированной методике и в сжатые сроки.

Другая причина различий наблюдаемых и расчетных частот – возможное изменение продолжительности жизни моллюска при множественном заражении. Например, если совместное паразитирование сильно увеличивает смертность хозяина, то в популяции будет наблюдаться дефицит особей с соответствующим сочетанием паразитов. Однако проявление такого эффекта, по-видимому, может быть связано только с высокими значениями экстенсивности инвазии и резкими изменениями жизнеспособности хозяев при совместном паразитировании трематод.

Исследования природных популяций морских и пресноводных моллюсков свидетельствуют, что статистическое отклонение частоты множественных заражений от случайной величины – не редкое явление (Vaes, 1979; Lauckner, 1980; Sousa, 1993). Как правило, такие данные позволяют авторам говорить о наличии взаимодействий паразитов внутри особи хозяина. Наши данные в этом отношении, наоборот, показывают достаточно случайное распределение паразитов в двойных заражениях. Ведущую роль в зараженности моллюсков играет *M. piriformes*. Неудивительно, что этот вид встречается в подавляющем большинстве совместных заражений. Спороцисты *M. piriformes* за время исследования зафиксированы в двойных заражениях со всеми остальными трематодами, включая наиболее редко встречающиеся, что свидетельствует об отсутствии по крайней мере исключających антагонистических взаимодействий для этих сочетаний. Кроме того, количество двойных инвазий, обнаруживаемых год от года, прямо пропорционально экстенсивности инвазии *M. piriformes*, что, помимо прочего, может служить косвенным свидетельством отсутствия сильных взаимодействий этого вида с остальными. В целом количество совместных инвазий определяется лишь вероятностью для двух паразитов встретиться в одной особи хозяина. Отметим и еще одну особенность: динамика зараженности популяций *L. saxatilis* и *L. obtusata* совпадает; соответственно и встречаемость двойных заражений за 11-летний период в популяциях этих видов хозяев оказывается высоко скоррелированной. По нашему мнению, это (вместе с идентичной трематодофауной и практически одинаковым соотношением зараженности разными видами трематод) свидетельствует о близости структуры сообществ паразитов в популяциях двух видов моллюсков.

При анализе межвидовых отношений трематод в хозяине взаимодействие споростоидных видов выявляется, пожалуй, наиболее редко. Основная причина тому, видимо, невозможность прямых взаимодействий по принципу „хищник–жертва”. В то же время для этих партенит особую значимость могут иметь конкуренция за место поселения и пищу, не исключаются и химические взаимодействия. Имеются отдельные примеры „отрицательных” взаимодействий спороцист с однозначным доминированием одного вида над другим (Lie, 1973; Basch e. a., 1969; Sousa, 1992), в том числе среди представителей сем. Microphallidae (Vaes, 1979). Последний случай обозначается автором как „сильный антагонизм”. Вывод сделан на основе статистического анализа встречаемости двойных заражений *Maritrema subdolum* и *Microphallus claviformis* в природной популяции *Hydrobia stagnorum*.

Наши данные не обнаруживают сколько-нибудь значительных взаимодействий спороцистоидных трематод. Интересно, что спороцисты *M. piriformes* и *M. pygmaeus*, которые не только весьма близки в морфологическом отношении, но и имеют сходные места поселения в моллюске, все же не являются сильными антагонистами. Лишь в определенные годы можно выявить дефицит двойных заражений, который мы склонны объяснять увеличением смертности хозяев, несущих этих паразитов. Возможно, какое-то неблагоприятное сочетание внешних условий в 1983–1984 гг. привело к существенному уменьшению количества моллюсков, зараженных одновременно этими двумя видами паразитов, причем это коснулось популяций обоих видов моллюсков. Возможно, сходными эффектами обусловлена „нехватка” совместных заражений спороцистоидных и редиоидных видов в эти же годы в популяции *L. saxatilis*.

Виды трематод, имеющие редиоидные поколения в жизненном цикле, дают значительно больше примеров взаимодействий в моллюске-хозяине как с редиоидными, так и со спороцистоидными видами (Haizinga, 1973; Lie, 1973; Fernandez, Esch, 1991a, 1991b; Sousa, 1992, и др.). Одними из наиболее активных в этом отношении показывают себя партениты представителей сем. Echinostomatida. Совместное заражение этими паразитами с редиями или спороцистами других видов зачастую ведет к полному истреблению партенит и церкарий „подчиненного” вида (Lim, Neuneman, 1972; Sousa, 1992, 1993). В частности, отмечены отклонения от случайных сочетаний в двойных заражениях для представителей рода *Himasthla* (Vaes, 1979; Sousa, 1993), которые могут свидетельствовать о подавлении или вытеснении партенит других видов. В популяциях *Littorina littorea* отмечается отсутствие сочетаний *Himasthla elongata*–*Cryptocotyle lingua* (абсолютный антагонизм), случайные сочетания *H. elongata* с *Microphallus pygmaeus* и с *Renicola roscovita* (Lauckner, 1980). За все время исследования мы также не обнаружили *Himasthla* sp. в двойных заражениях с *Cryptocotyle lingua*, однако слишком низкая экстенсивность инвазии литторин этими паразитами не позволяет говорить о возможных взаимодействиях. Отсутствие сочетаний можно объяснить чисто статистическими причинами. Аналогично не удастся оценить отношения *Himasthla* sp. с *M. pygmaeus* и *Renicola* sp. Отметим лишь, что встречаемость *Himasthla* sp. вместе с инвазионными стадиями *M. piriformes* (вида, очень близкого к *M. pygmaeus*) также не отличается от случайной, и, таким образом, взаимодействия в паре *Himasthla* sp.–*M. piriformes*, по-видимому, соответствуют тому, что Лаукнер (Lauckner, 1980) указывает для *H. elongata* и *M. pygmaeus*.

Очень важными представляются данные о совместной встречаемости *Himasthla* sp. и неинвазионных стадий развития микрофаллид группы „*pygmaeus*”. Дефицит их совместных заражений позволяет предположить, что очередность заражения моллюсков этими паразитами существенна для дальнейшего развития паразитов. Так, если *Himasthla* sp. попадает в моллюска, уже зараженного сформированными спороцистами *M. piriformes*, то паразиты сосуществуют (это отражается в обнаруженном нами случайном сочетании этих трематод). Первичное заражение литторин *Himasthla* sp., возможно, предотвращает последующее заражение микрофаллидами группы „*pygmaeus*” (при этом наблюдается значительный дефицит незрелых стадий этих паразитов в заражениях вместе с *Himasthla* sp.). Возможность реального существования таких отношений подтверждается данными по другим паразит-хозяинным системам (Lie, 1969; Fernandez, Esch, 1991, 1991b). Так, в паре эхиностоматидных трематод *Echinostoma audyi* и *Hypoderaeum dingeri* тот вид, который внедрился в моллюска первым, предотвращает заражение последующим (Lie e. a., 1966). Показана невозможность заражения *Schistosoma mansoni* моллюска *Bulinus truncatus* в случае, если в моллюске уже развиваются партениты *Xiphidiocercaria*; в свою очередь *Schistosoma mansoni* в моллюсках рода *Biomphalaria* может

предотвращать заражение *Cotylurus latzi*, если к моменту повторного заражения шистозомы развиваются уже более 15 дней. Если срок развития шистозом был меньше, фиксировалось совместное заражение обоими видами трематод (Lim, Heyneman, 1972).

Значительно меньше данных относится к трематодам из сем. Heterophyidae и Notocotylidae. Для отдельных представителей этих семейств показаны существенные взаимодействия с другими видами трематод (Vaes, 1979; Атаев, Добровольский, 1992), для других таких взаимодействий не установлено (Sousa, 1993). Наши данные не позволяют предполагать существование каких-либо взаимодействий между каждым из редиоидных видов и инвазионными стадиями *M. piriformes*. Возможно, что на статистически значимом уровне о таких взаимодействиях можно было бы судить при более высокой экстенсивности инвазии редиоидными видами.

Данные, полученные для популяций *L. saxatilis* (James, 1969), свидетельствуют о том, что встречаемость моллюсков, зараженных одновременно тремя видами трематод, наблюдается с повышенной частотой. Возможно, это связано со снижением уровня защитных реакций моллюсков при двойных заражениях. Соответственно можно предполагать более легкое заражение таких литторин еще одним видом паразитов. Наши данные подтверждают эту гипотезу: даже те редкие случаи тройных заражений в популяциях обоих видов моллюсков оказываются событиями, частота которых существенно превосходит расчетную.

В целом полученные данные могут рассматриваться как пример взаимодействий в двух комплексах систем паразит-хозяин, связанных с близкими видами моллюсков-хозяев. Оценка частоты совместных заражений трематод в каждом комплексе, по нашему мнению, свидетельствует о невысокой степени влияния друг на друга популяций разных видов трематод в сообществе. Это, по-видимому, определяется особенностями видового состава паразитов и структурой соотношения величин зараженности разными видами (по существу доминирующим видом трематод в изученных популяциях литторин является *M. piriformes*; другие виды паразитов сравнительно редки). Вероятно, при изменении соотношений зараженности моллюсков разными видами трематод фактор межвидового взаимодействия паразитов может стать существенным для определения структуры сообщества.

#### Список литературы

- Атаев Г. Л., Добровольский А. А. Развитие микрогемипопуляций редий *Philophthalmus rhionica* в моллюсках, природно-зараженных другими видами трематод // Паразитология. 1992. Т. 26, вып. 3. С. 227–233.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы „*pygmaeus*“. I. Описание видов *Microphallus pygmaeus* (Levensen, 1881) nec Odner, 1905 и *M. piriformes* (Odner, 1905) nom. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ. Сер. биол. 1983. № 15, вып. 3. С. 20–30.
- Галактионов К. В. Микрофаллиды группы „*pygmaeus*“. II. Описание вида *Microphallus triangulatus* sp. nov. (Trematoda: Microphallidae) // Вест. ЛГУ. Сер. биол. 1984. № 3, вып. 1. С. 5–11.
- Подлипаев С. А. Партениты и личинки трематод литоральных моллюсков Восточного Мурмана // Экологическая и экспериментальная паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ, 1979. С. 47–101.
- Урбах В. Ю. Биометрические методы. М.: Наука, 1964. 415 с.
- Appleton C. C. Studies on *Austrobilharzia terrigalensis* (Trematoda: Schistosomatidae) in the Swan estuary, Western Australia: Frequency of infection in the intermediate host population // Intern. J. Parasitol. 1983. Vol. 13, N 1. P. 1951–1960.
- Basch P. F., Lie K. J., Heyneman D. Antagonistic interactions between strigeid and schistosome sporocysts within a snail host // J. Parasitol. 1969. Vol. 55. P. 753–758.
- Bayne C. J., Yoshino T. P. Determinants of compatibility in mollusc-trematode parasitism // Amer. Zool. 1989. Vol. 29. P. 399–407.
- Fernandez J., Esch G. W. The component community structure of larval trematodes in the pulmonate snail *Helisoma anceps* // J. Parasitol. 1991a. Vol. 77. P. 540–550.

- Fernandez J., Esch G. W. Guild structure of larval trematodes in the snail *Helisoma anceps*: patterns and process at the individual host level // J. Parasitol. 1991b. Vol. 77. P. 528–539.
- Haizinga H. W. *Ribeiroia marini*: pathogenesis and larval trematode antagonism in the snail *Biomphalaria glabrata* // Exper. Parasitol. 1973. Vol. 33. P. 350–364.
- Holmes J. C., Price P. W. Communities of parasites // Community Ecology: Pattern and Process. J. Kikkawa, D. J. Anderson (Eds.). Melbourne: Blackwell Scientific Publications, 1986. P. 187–213.
- James B. L. The digenea of the intertidal prosobranch *Littorina saxatilis* (Oliv.) // Z. Zool. Syst. Evol. Forsch. 1969. Vol. 7. P. 273–316.
- Lauckner G. Diseases of Mollusca: Gastropoda // Diseases of marine animals. Vol. 1. General aspects, Protozoa to Gastropoda. O. Kinne (Ed.). John Wiley and Sons, 1980. P. 311–424.
- Lie K. J. Antagonism of *Paryphostomum segregatum* rediae to *Schistosoma mansoni* sporocysts in the snail *Biomphalaria glabrata* // J. Parasitol. 1967. Vol. 53, N 5. P. 969–976.
- Lie K. J. Role of immature rediae in antagonism of *Paryphostomum segregatum* to *Schistosoma mansoni* and larval development in degenerated sporocysts // Ztschr. Parasitenk. 1969. Vol. 32. P. 316–323.
- Lie K. J. Larval trematode antagonism: principles and possible application as a control method // Exper. Parasitol. 1973. Vol. 33. P. 343–349.
- Lie K. J. Survival of *Schistosoma mansoni* and other trematode larvae in the snail *Biomphalaria glabrata*. A discussion of the interference theory // Trop. Geogr. Med. 1982. Vol. 34. P. 111–122.
- Lie K. J., Basch P. F., Umathevy T. Studies on Echinostomatidae (Trematoda) in Malaya. XII. Antagonism between two species of echinostome trematodes in the same lymnaeid snail // J. Parasitol. 1966. Vol. 52. P. 454–457.
- Lie K. J., Heyneman D. *Schistosoma mansoni*, *Echinostoma lindoense* and *Paryphostomum segregatum*: Interference by trematode larvae with acquired resistance in snails, *Biomphalaria glabrata* // Exper. Parasitol. 1977. Vol. 42. P. 343–347.
- Lim H. U., Heyneman D. Intramolluscan intertrematode antagonism: a review of factors influencing the host parasite system and its possible role in biological control // Adv. Parasitol. 1972. Vol. 10. P. 191–268.
- Rohde K. Population dynamics of two snail species, *Planaxis sulcatus* and *Cerithium moniliferum*, and their trematode species at Heron Island, Great Barrier Reef // Oecologia. 1981. Vol. 49. P. 344–352.
- Sousa W. P. Interspecific interactions among larval trematode parasites of freshwater and marine snails // Amer. Zool. 1992. Vol. 32. P. 583–592.
- Sousa W. P. Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites // Ecol. Monogr. 1993. Vol. 63. P. 103–128.
- Vaes M. Multiple infection of *Hydrobia stagnorum* (Gmelin) with larval trematodes // Annal. Parasitol. 1979. Vol. 54. P. 303–312.
- Walker J. C. *Austrotilharzia terrigenensis*: a schistosome dominant in interspecific interactions in the molluscan host // Int. J. Parasitol. 1979. Vol. 9. P. 137–140.

Санкт-Петербургский государственный  
университет, 199034;  
ЗИН РАН, Санкт-Петербург, 199034

Поступила 15.06.1995

#### COMBINED INFECTION WITH SEVERAL SPECIES OF TREMATODES IN THE WHITE SEA MOLLUSCS *LITTORINA SAXATILIS* AND *L. OBTUSATA*

A. I. Granovitch, S. O. Sergievsky, I. M. Sokolova

**Key words:** double infection, Trematoda, *Littorina*.

#### SUMMARY

During 11 years (since 1983) populational and parasitological surveys of coexisting populations of *Littorina saxatilis* and *L. obtusata* were carried out at the west spit of the South Inlet of the Ryazhkov Island (Kandalaksha Bay of the White Sea). Ten species of trematodes were found. Species list of trematode parasites was identical for two host species. *Microphallus piriformes* was the commonest trematode species (infection prevalence by this parasite reached 51.5 %). Levels of infection by any other species did not exceed several percent. It was shown that species composition of double infections was simply a reflection of the infection prevalence by the corresponding trematodes. So, the commonest species *M. piriformes* was found in double infections with all other trematodes.

In most cases detailed analysis of coincidence of different trematodes in double infections has not revealed any deviation from the random pattern. The only exception to this were double infections by *M. piriformes* and *M. pygmaeus*, and by the pair of *Himasthla* sp. and immature sporocysts of microphallids of the „*pygmaeus*” group, which were rarer than expected. Deviation from the random pattern (tested by Chi-square statistics) was significant in 1983 and 1984 (for *M. piriformes*–*M. pygmaeus* combination) and in 1994 (for the second pair of parasites). Double infections by *Himasthla* sp. with mature microphallids of the „*pygmaeus*” group did not differ in frequency from the expected values.

Triple infection were very rare. However, the observed frequencies of triple infections exceeded the expected values by 1–2 orders of magnitude.

Above described peculiarities of trematode distribution were typical for populations of both snail hosts. In general, results of our study suggest weak (if any) interference between populations of different trematodes in the community. This is probably due to the species composition of parasites and the ratio of infection prevalence by different trematodes.